

飞行过程中棉铃虫对温度的主动选择

高月波^{1,2}, 翟保平^{1,*}

(1. 南京农业大学昆虫学系, 农业部病虫监测与治理重点开放实验室, 南京 210095;

2. 吉林省农业科学院植物保护研究所, 吉林公主岭 136100)

摘要: 为了探讨温度对迁飞性昆虫空中群体聚集成层等行为的作用机制, 在室内利用自行设计的连续温度梯度发生装置对棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 在飞行过程中的温度选择行为进行了研究。结果表明: 在存在明显温差的连续温度梯度中, 所有棉铃虫飞行个体均对温度具有显著的选择行为。棉铃虫试虫群体表现出对空间最优飞行温度共同的主动选择, 选择的温度范围是 20 ~ 22℃ 之间; 在这一温度范围内棉铃虫的振翅频率最高, 持续振翅时间最长。对不同温度梯度条件下各温度区间内试虫的飞行时间进行定量比较发现, 在 16 ~ 22℃ 温度梯度场中的棉铃虫群体对最适温度的选择比在 19 ~ 30℃ 的温度梯度场中的群体更显著, 表明在温度较低的迁飞季节中温度对迁飞棉铃虫空中虫群聚集成层的影响要比在高温季节更明显。持续飞行时间对棉铃虫振翅频率的影响明显, 表明昆虫迁飞高度与昆虫自身能量的消耗存在联系。

关键词: 棉铃虫; 迁飞; 温度梯度; 最适温度; 主动选择; 聚集成层

中图分类号: Q968 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2010)05-0540-09

Active temperature selection of flying *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) moths

GAO Yue-Bo^{1,2}, ZHAI Bao-Ping^{1,*} (1. Key Laboratory of Pest Monitoring and Management of Chinese Ministry of Agriculture, Department of Entomology, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2. Institute of Plant Protection, Jilin Academy of Agricultural Sciences, Gongzhuling, Jilin 136100, China)

Abstract: In order to explore the effect of temperature on migratory insect behavior, such as stratification, temperature selection of flying *Helicoverpa armigera* moths was studied using a continuous temperature gradient device in the laboratory. The results showed that all the tested individuals exhibited significant choice behavior for temperatures. Measured in groups, the tested moths actively selected the temperature range from 20 to 22℃, which was evaluated as the optimal flight temperatures of the moth. In this temperature range, moths had the maximum frequency and the longest time of wing beat. The flight durations of the tested moths were compared in different temperature intervals, and the results showed that the moths made more obvious choices in the gradient from 16 to 22℃ than in the gradient from 19 to 30℃, suggesting that the temperature in the cold season has more significant effect on stratification of the moth than in the warm season. The wing beat frequency was affected significantly by the continuous flight time, suggesting that there exists a relationship between flight height and energy expenditure of insect during migration.

Key words: *Helicoverpa armigera*; migration; temperature gradient; optimal flight temperature; active choice; stratification

温度是影响昆虫生长发育、取食、繁殖、栖息及迁移等生命活动的最重要因素之一。迁飞性昆虫将远距离迁飞作为对外界环境的一种适应, 使自身从时间和空间上躲避不良环境并选择新的生境进行

定殖。昆虫迁飞行为受温度影响显著: 温度是迁飞行为的诱发因子之一, 迁飞性昆虫通常会选择适宜的温度大规模起飞 (Walker, 1980; 张孝羲等, 1981; 吴进才, 1985; Dingle, 1996); 在整个运行

基金项目: 国家“973”计划项目 (2006CB102007); 国家自然科学基金项目 (30871602); 高校博士点基金项目 (20070307032)

作者简介: 高月波, 男, 1974 年 12 月生, 吉林人, 博士研究生, 副研究员, 研究方向为害虫预测预报, E-mail: gaoyuebo8328@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: bpzhai@njau.edu.cn

收稿日期 Received: 2009-11-22; 接受日期 Accepted: 2010-02-25

过程中对空间温度也有着明显的选择, 其飞行高程内的温度不低于其最低飞行阈值温度。昆虫雷达为我们揭示了许多迁飞性昆虫空中飞行行为现象, 其中最引人瞩目的现象之一便是虫群的聚集成层, 成层是指空中虫群在一个相对较小的垂直高度范围($\sim 50 \sim 200$ m)内高密度聚集, 层内虫群密度最大且具有明显的上下界, 有时在不同高度上还会形成多个虫层(Schaefer, 1976; Reynolds and Riley, 1997; Feng *et al.*, 2007)。许多雷达观测证实空中虫群的成层现象与空间最高温度关系密切(Schaefer 1976; Drake 1984; Feng *et al.*, 2003; Reynolds *et al.*, 2005)。多数迁飞性昆虫特别是蛾类总是选择黄昏时分大规模起飞, 此时地表辐射散热速度明显比空气迅速, 地表自下而上便会逐渐形成接地逆温层。逆温层厚通常可达 $100 \sim 500$ m, 层顶高度在夜间会发生一些变化, 逆温层顶的温度往往为空中温度最高值, 其温度明显高于地表, 许多高密度虫层就是在逆温层顶高度附近形成的(Drake and Farrow 1988; 翟保平和张孝羲, 1993)。并非所有的成层现象都与逆温相关, 例如秋季回迁的褐飞虱种群在黄昏起飞后可以爬升至 $700 \sim 900$ m 的高度成层, 虫层顶高与其飞行低温阈值(16°C)高度相一致(Riley *et al.*, 1991)。还有一些成层现象似乎与低空急流中心的最大风速或气流的最大切变存在密切联系(Wolf *et al.*, 1986; Beerwinkle *et al.*, 1994; Feng *et al.*, 2004b)。适宜的温度无疑是保证昆虫持续远距离飞行的重要前提之一, 昆虫在迁飞过程中对温度的选择行为也应该是决定空中虫群运行高度的重要原因。明确不同迁飞昆虫种类对温度的主动选择特性对分析空中虫群空间动态及成层行为机制尤为重要。

温度对昆虫行为影响一直是经久不衰的研究热点, 但绝大多数研究都是将昆虫限制在恒温条件下进行饲养, 其研究结果具有很大的局限性。首先, 昆虫生活的环境温度是不断变化的, 在同一时间、不同空间范围内温度分布也决非均匀一致; 另外, 昆虫作为一种能够自由活动的生物应该能够通过主动运动来实现对环境温度的选择, 在活动受限、温度恒定的条件下所获得的实验结果可能会与实际情况相去甚远, 而且根本无法观察到昆虫自身对温度的主动选择特性(马春森等, 2005)。设计合适的连续温度梯度装置, 并使昆虫能够充分发挥其运动能力来实现对温度的主动选择应该是解决上述实验缺陷的有效手段。以往的昆虫温度选择性试验中的

试虫多以爬行的方式对连续温度梯度中的适宜温度进行选择, 试虫多为半翅目、同翅目和鞘翅目等种类, 对于具有较强飞行能力的迁飞性昆虫, 特别是迁飞性鳞翅目成虫的温度主动选择试验未见报道。进行这类昆虫的温度选择试验首先要考虑其较强的飞行能力, 在保证试虫在人工控制的温度梯度范围内运动的同时还要最大限度的发挥其飞行能力, 并保持足够的飞行时间, 这便给试验设计带来很大的困难。

本研究选择棉铃虫 *Helicoverpa armigera* 作为试验对象是因为在东半球的澳大利亚、非洲、欧洲和东、南亚等大陆上的棉铃虫种群都具有远距离迁飞习性。中国华北的棉铃虫种群也具有南北往返迁飞的习性, 夏季华北地区 1、2 代棉铃虫可以借助西南风向东北地区迁移; 秋季 3 代棉铃虫又可由东北回迁至华北或由华北向南部迁移。昆虫雷达研究结果证实: 华北棉铃虫选择夜间迁飞, 大规模起飞发生在黄昏时刻, 其迁飞高度主要在 1500 m 以下, 盛夏时节对棉铃虫的雷达观测发现其成层高度与风速最大值及风切变密切相关而与温度关系不大, 但初夏的北迁种群成层高度却与逆温层顶高度是一致的(Feng *et al.*, 2004a, 2005; 吴孔明和郭予元, 2007)。本研究的目的是要借助连续温度梯度试验证明棉铃虫成虫飞行是否具有主动选择最适温度的习性, 其选择的温度范围是多少, 在不同的温度梯度下棉铃虫怎样对温度进行选择, 该研究的结果将有助于解释棉铃虫等夜行性鳞翅目成虫在迁飞过程中的成层机制。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

2007 年 8 月从江苏省南通棉田采集棉铃虫卵, 在室内恒温($25 \pm 1^{\circ}\text{C}$)条件下连续多代饲养, 光周期为 L14:D10。幼虫以人工饲料喂养, 成虫羽化后以 1% 蜂蜜水补充营养。选择飞行能力较强的 4 ~ 5 日龄成虫进行试验。

1.2 温度选择试验装置

利用控温电炉加热木箱的一端并将另一端敞口于环境, 在木箱内部便可形成连续的温度梯度, 通过调节电炉温度或与木箱间距可以得到不同温差的温度梯度。电炉利用 3 列 12 根石英管进行加热, 内部安装温度传感器对电炉温度进行控制, 四壁用保温材料进行隔热处理。

木箱尺寸为 450 mm × 450 mm × 450 mm, 边长与电炉圆形散热口直径相同。木板厚度为 10 mm, 开口于环境一端设计为推拉门。在木箱的顶盖正中央钻直径为 8 mm 圆孔一个, 用来安装昆虫的悬吊装置。以圆孔为圆心, 将带有角度标记、半径为 100 mm 的圆形角度刻度纸粘在木箱顶部, 刻度纸上的 0° 方向指向电炉。以刻度纸的角度值为标准, 在半径为 180 mm 的圆周上从 15° 位置开始, 以 30° 为间隔钻直径 3 mm 小孔, 共 12 个, 将精密温度计安装在小孔内, 在温度计的相应位置缠绕一定厚度的透明胶布, 使其卡在小孔内, 并保证箱内所有温度计的感温末端处于同一水平面上 (距离木箱底面 220 mm), 精密温度计可以对箱内不同位置的温度进行实时测量。

为了减小试虫在旋转飞行过程中的启动力和摩擦力, 昆虫悬吊装置采用磁悬浮设计。在外径为 8 mm、内径为 5 mm、长度为 190 mm 的玻璃钢管上端固定一块直径为 8 mm、厚度为 2 mm 的圆形磁铁, 下端固定一块相同大小的圆形有机玻璃, 在磁铁和有机玻璃中心均有一直径为 2 mm 小孔, 用直径为 1 mm、长度 210 mm 的碳纤维棒贯穿玻璃钢管, 碳纤维棒的顶端水平固定一块与玻璃钢管顶端完全相同的磁铁, 使两块磁铁同极相对, 从而产

生磁悬浮效果, 碳棒顶端的磁铁上面粘一根长度为 16 mm、直径为 0.2 mm 的碳纤维棒作为指针, 指示试虫在木箱内部的活动方位。在碳纤维棒的另外一端套一根内径为 1 mm、外径 2 mm、长度为 20 mm 的硬塑料管, 在塑料管末端 5 mm 处的双层管壁上水平贯穿一个孔径为 0.3 mm 的小孔, 用来安装试虫吊臂, 使箱顶指针和吊臂完全平行。吊臂是一根长度为 360 mm 的针状碳纤维棒, 将其卡在塑料管末端小孔中, 使管两侧的长度相等, 将试虫粘在较粗的一端进行试验 (图 1)。

1.3 温度选择试验过程

用乙醚使棉铃虫成虫轻度昏迷, 迅速用小毛刷去掉其前胸背板鳞片, 并将吊臂末端粘在试虫的背板上, 尽量使吊臂和虫体纵轴处于同一直线, 将粘有吊臂的试虫在试管中放置 1 h, 待其完全清醒后进行试验。

当清醒的试虫放置到木箱中, 试虫可以带动吊臂作圆周运动也能在任意位置悬停振翅。木箱上面的指针可以指示试虫的位置, 利用固定在木箱正上方的红外摄像头记录指针的运动状态。每头试虫在放入木箱后都有 1 min 的适应时间, 然后对其飞行动态进行 5 min 的记录, 同时记录试验前后 12 个温度计上的温度值。

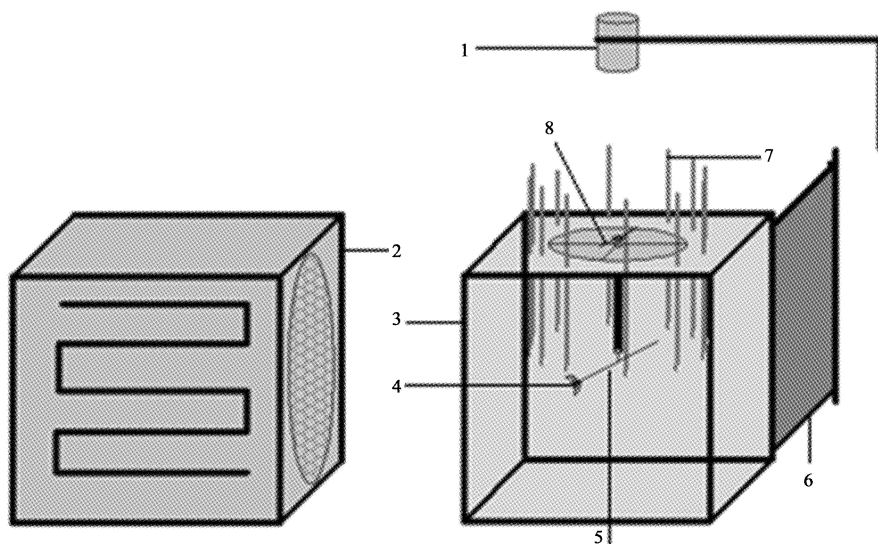


图 1 试验装置

Fig. 1 Experimental equipment

- 1: 红外摄像头 Infrared camera; 2: 电热炉 Electric furnace; 3: 木箱 Wooden box; 4: 试虫 Moth; 5: 吊臂 Suspension arm; 6: 拉门 Sliding door; 7: 精密温度计 Thermometers; 8: 磁悬浮指针 Magnetic suspension needle.

试验共设 3 个处理, 恒温 21℃ (对照)、16 ~ 22℃ 温度梯度及 19 ~ 30℃ 温度梯度。为保证环境

温度的恒定, 在试验间歇期, 利用电炉后面的两台射流风机对试验环境进行通风。试验均在环境温度

较低的初春午夜后进行，环境中无明显光源和其他人为影响。

1.4 温度选择试验数据记录和统计分析

用摄像头记录整个试验过程中指针的运动状态，以每 30°间隔为 1 单位将试虫活动范围划分为 12 个温度区间，统计每个区间内的录像帧数，并换算成时间。由于所得数据是以角度和时间表示的方向性数据，因此首先利用圆形统计学的方法对数据进行分析，以时间代表频数，计算每头试虫圆周运动的平均角及矢量长度(r)， r 值的范围为 0~1，0 表示试虫对任何方向和方位反应相同，故完全无选择性；1 表示只对一个方位或方向有反应，而对其他方位和方向没有反应， r 值越大表示试虫对某一温度的选择性越强。按圆形数据统计方法及数据统计过程中样本容量(采样 300 s，按 300 个样本计算)， r 值大于 0.1 时表明试虫对某一方位(温度)具有显著、非随机性的选择(Rayleigh 检验， $P < 0.05$)。选择 r 值大于 0.1 的个体做进一步分析，检验试验群体是否表现为显著的共同选择。

Rayleigh 检验试虫群体对温度的选择是否不同于随机分布；Waston U^2 检验不同处理之间试虫群

体选择的方位是否存在显著不同(Batschelet, 1981)；利用 t 测验比较不同温度梯度条件下 r 值的差异显著性。在试验棉铃虫个体飞行的圆周上，左右两个半圆所经历的温度梯度近似相同，因此按照实测温度值由高至低的顺序将整个圆周分成 6 个温度梯度变化近似的温度区间(图 2)，分别命名为高温区(high temperature, HT)、亚高温区(sub-high temperature, SHT)、中温区(medium temperature, MT)、亚中温区(sub-medium temperature, SMT)、亚低温区(sub-low temperature, SLT)和低温区(low temperature, LT)，利用 t 测验比较试虫在不同温度梯度条件下 6 个温区内飞行时间的差异显著性。

1.5 不同温度及飞行时间条件下棉铃虫振翅频率测定

利用频闪仪(MONARCH Nova-Strobe dbx)对棉铃虫振翅频率进行测定。先将频闪仪频率调至较高来照射试虫，然后慢慢下调，直至目测试虫图像稳定且无任何虚影。当频闪仪频闪频率与振翅频率逐渐接近时，目测到的试虫双翅拍动逐渐缓慢；当频闪频率与试虫振翅频率相一致时，此时看到的试虫双翅是静止不动的，频闪仪液晶屏上显示的频率数即为试虫的振翅频率。

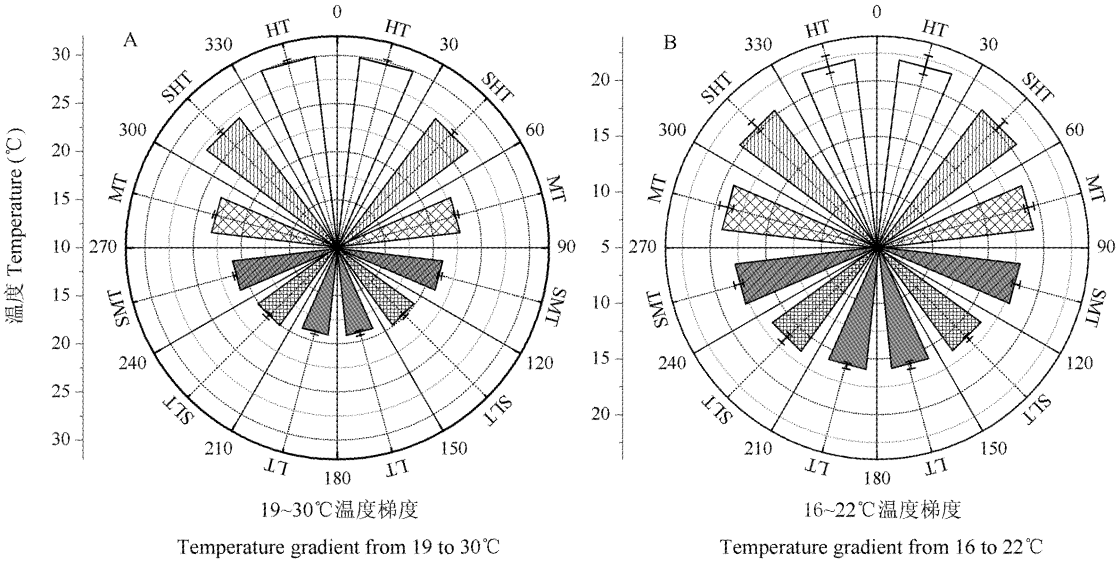


图 2 试验空间温度分布与温度区间划分

Fig. 2 Temperature profile and interval division in the experimental space

图中温度测量值表示为平均数±标准差；2 个底纹相同的角度区间表示相同温度区间，圆周外大写字母表示不同温度区间代号。Measured values of temperature are presented as mean±SD; two angle intervals with same shading show a pair of same temperature intervals, and the capital letters outside the circumference are marks of different temperature intervals.

测定温度对棉铃虫振翅频率的影响在人工气候箱中进行, 试验共设 13℃, 16℃, 19℃, 23℃, 27℃ 和 30℃ 等 6 个温度处理。试虫悬吊方法与温度选择试验中采用方法相似, 将碳纤维棒(直径 0.5 mm, 长度 10 cm)粘在试虫背板上, 水平固定在试验温场中。首先将试虫置于试验温度中进行 10 min 适应, 然后对其振翅频率进行测量。利用高精度温度仪(分辨率 0.1℃)对试验温度进行测量和标定。

飞行时间对棉铃虫振翅频率影响的试验在恒温 24℃ 条件下进行, 考虑棉铃虫的飞行活动存在明显的日节律, 因此试验选择在 19:00 左右开始。试虫的悬吊方法与上述试验相同, 根据试验人员完成单头棉铃虫振翅频率测量所需要的时间(约 2~3 min), 按时间顺序依次将多头棉铃虫水平固定在不同位置上并编号, 保证试虫之间不会相互影响。分别对不同试虫振翅频率进行测量记录, 每小时 1 次, 试验时间为 8 h。人工监视试虫的飞行动态, 一旦试虫停飞, 便停止该虫振翅频率测量, 并记录其飞行时间。

2 结果与分析

2.1 不同温度梯度条件下飞行棉铃虫个体的温度选择行为

比较不同温度梯度条件下棉铃虫成虫个体对温度的选择特性发现: 当存在温差即具有明显温度梯度的条件下, 飞行个体均表现出对某一温度区间的显著选择。在 16~22℃ 和 19~30℃ 两种连续温度梯度条件下, 所有试验个体 r 值均大于 0.1, 群体 r 平均值均显著高于恒温条件下群体 r 平均值; 而在恒温条件下 18 头试验棉铃虫成虫中的 12 头(66.7%)试虫表现为随机选择($r < 0.1$), 只有 6 头试虫为非随机选择个体(表 1)。

2.2 不同温度梯度条件下飞行棉铃虫群体的温度选择

比较不同条件下各试验群体温度选择行为发现: 在 19~30℃ 温度梯度条件下, 试验棉铃虫群体表现为显著非随机群体选择性(Rayleigh 检验, $N = 16$, $r = 0.45$, $\mu = 261^\circ$, $P < 0.05$); 在 16~22℃ 温度梯度条件下, 试验群体选择集中性表现为极显著(Rayleigh 检验, $N = 15$, $r = 0.71$, $\mu = 25^\circ$,

表 1 不同温度梯度试验中棉铃虫试虫 r 值分布
Table 1 Distribution of r values in different temperature gradient experiments with *Helicoverpa armigera* moths

处理 Treatment	不同 r 值范围内试虫数 Number of test moths with different r values			试虫总数 Total number of test moths	r 平均值 Mean $\pm$ SE
	0-0.1	0.1-0.2	≥ 0.2		
16-22℃	0	0	15	15	0.55 $\pm$ 0.06 a
19-30℃	0	1	15	16	0.51 $\pm$ 0.06 a
21℃ (CK)	12	2	4	18	0.11 $\pm$ 0.04 b

表中 r 均值后带有不同字母的表示经 Duncan 氏多重比较后在 0.05 水平上差异显著。Means of r followed by different letters are significantly different by Duncan's multiple range test at the 0.05 level.

$P < 0.01$)。两种温度梯度下群体选择的方位存在显著差异(Waston U^2 检验 $U = 0.404$, $P < 0.01$), 但实际上群体选择的温度范围十分接近, 均在 20~22℃ 之间。恒温 21℃ 条件下, 试验棉铃虫群体表现为随机的方位选择($N = 6$, $r = 0.24$, $\mu = 338^\circ$, $P = 0.73$)(图 3)。

2.3 不同温度梯度条件下棉铃虫在各温度区间内飞行时间的定量比较

将不同温度条件试验棉铃虫飞行运动的圆周轨迹划分为 6 个温度区间(图 2), 对各温度区间试虫飞行的平均时间进行定量比较。在 19~30℃ 温度梯度条件下, 试虫在亚低温区(SLT)平均飞行时间最长为 66.4 s, 但各温区间差异不显著; 而在 16~22℃ 温度梯度条件下, 高温区(HT)平均飞行时间为 122.9 s, 亚高温区(SHT)平均飞行时间为 68.7 s, 显著长于其他温度区间; 在恒温条件下 6 个区间的平均飞行时间十分接近, 无显著差异。在 16~22℃ 温度条件下, 试验棉铃虫群体方位选择性强度 r 值为 0.71, 在 HT 和 SHT 区间平均飞行时间显著长于其他区间, 因此该试验条件下的群体对温度的选择性极强, 选择的温度范围在 20~22℃ 之间, 也是环境温度的最高值范围。而在 19~30℃ 温度梯度条件下, 群体 r 值仅为 0.45 且各温度区间平均飞行时间差异不显著, 虽然对 20~22℃ 温度区间表现出一定的选择, 但与 16~22℃ 梯度条件下棉铃虫的温度选择行为比较, 该温度梯度条件下棉铃虫对温度的主动选择行为不明显(图 3, 4)。

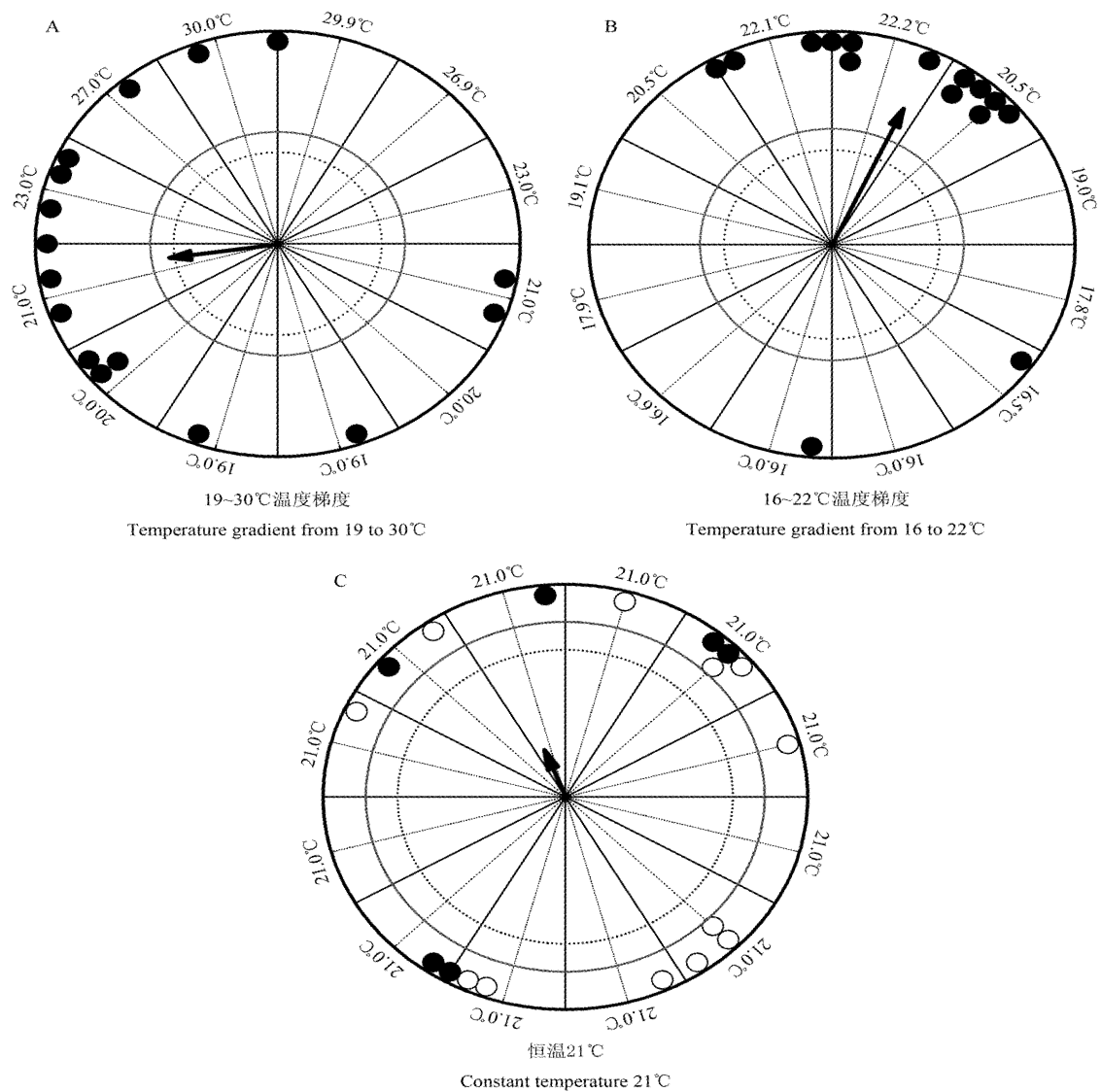


图3 不同温度梯度中棉铃虫成虫的选择

Fig. 3 Group selection of *Helicoverpa armigera* moths in different temperature gradients

图中圆周上的每个点代表1头试虫，●和○分别表示 $r \geq 0.1$ 和 $r < 0.1$ 的试虫。图中箭头表示试虫群体选择方位的矢量长度(r)，内部的虚线圆圈半径为0.05水平显著时 r 值大小，实线圆圈半径为0.01水平显著时 r 值大小。圆周外数值为不同温区中间位置温度测量平均值。Each dot at the circle periphery indicates the mean orientation of one moth flight, black and white dots indicate $r \geq 0.1$ and $r < 0.1$, respectively. The arrows indicate group mean vectors (r). The broken and solid circles indicate the radius of the mean vector required for significance at the $P < 0.05$ and $P < 0.01$ levels according to the Rayleigh test. Values outside the circumference are mean temperature measured values in the middle of different temperature intervals.

2.4 温度和飞行时间对棉铃虫振翅频率的影响

温度对棉铃虫的振翅频率具有显著影响，在19℃和23℃条件下棉铃虫具有很高的振翅频率，最高可达56.22 Hz。19℃以下，振翅频率随温度降低迅速下降，在13℃时试虫振翅频率降至最低。继续降低温度棉铃虫只做短时间振翅后即停飞。23℃以上，棉铃虫振翅频率随温度升高逐渐降低，

但下降的速率相对缓慢(图5：A)。

棉铃虫飞行开始后3 h内振翅频率伴随飞行时间增加下降迅速；随后的3 h进入平台期，振翅频率相对恒定；飞行6 h后，振翅频率再次迅速下降(图5：B)。振翅频率随飞行时间的变化规律与迁飞性昆虫的起飞、运行和降落过程十分吻合。

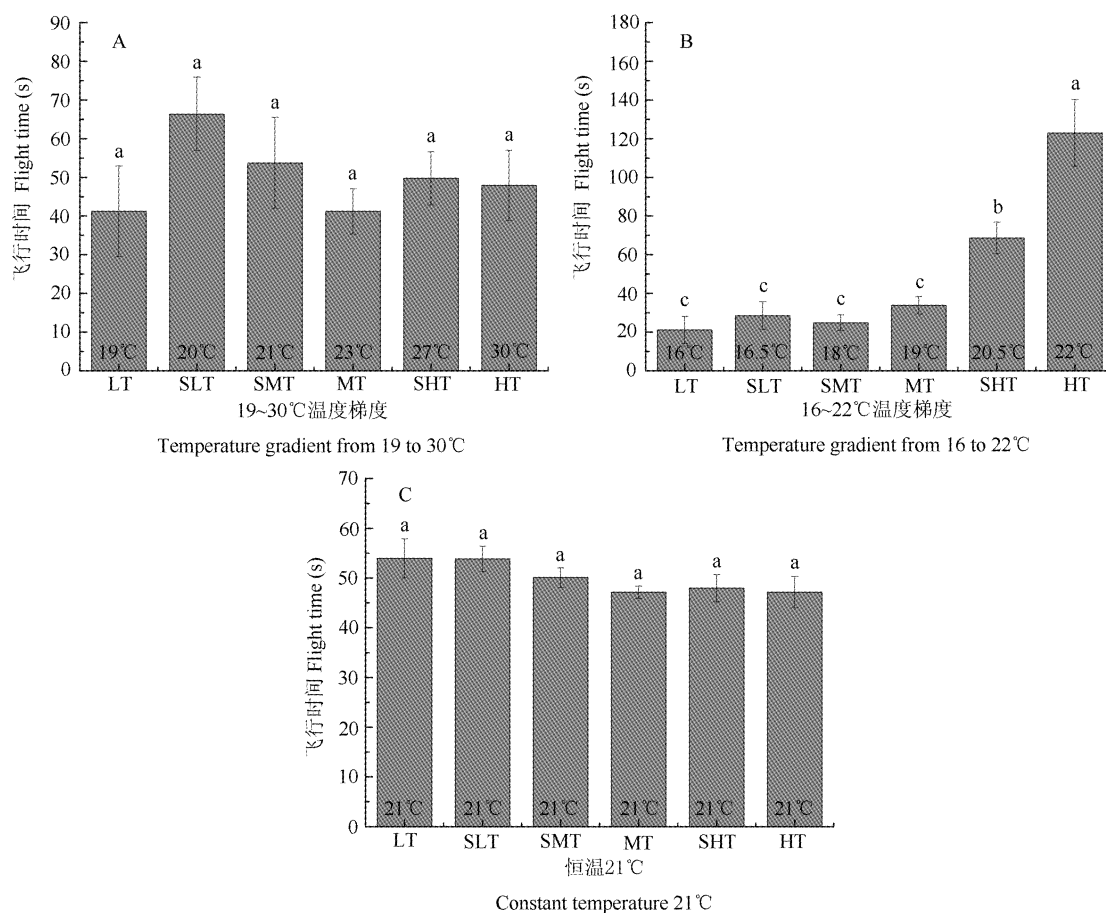


图4 不同温度区间内棉铃虫成虫飞行时间比较

Fig. 4 Comparisons of flight time of *Helicoverpa armigera* moths in different temperature intervals

图中数值表示为平均值 $\pm$ 标准误 (图5同); A和B图柱中的温度值为各区间中间位置的温度测量值。柱上不同字母表示 Duncan 氏多重比较后在 0.05 水平上差异显著。Data are presented as mean $\pm$ SE (The same for Fig. 5). Temperature values in bars of A and B are measured values in the middle of different temperature intervals. Bars with different letters above are significantly different by Duncan's multiple range test at the 0.05 level.

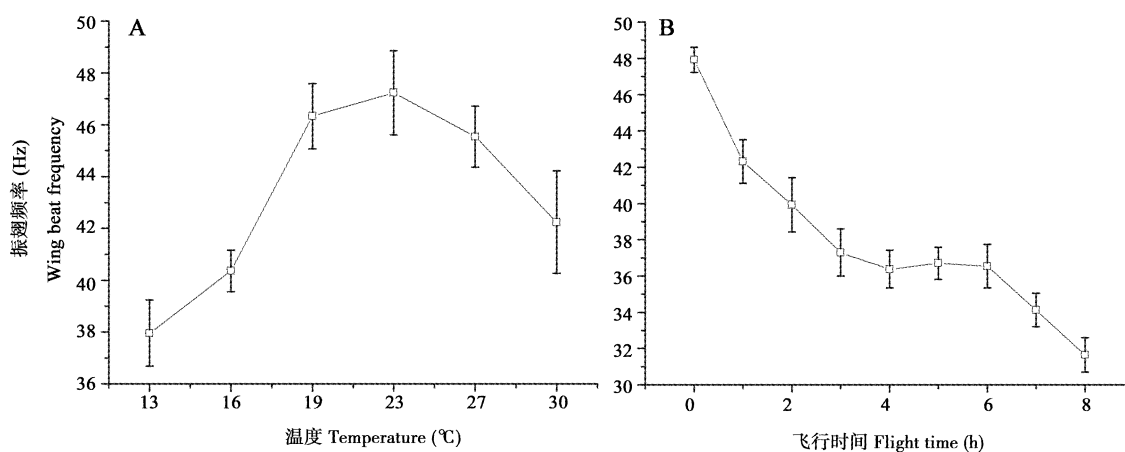


图5 温度和飞行时间对棉铃虫成虫振翅频率的影响

Fig. 5 Effects of temperature and flight time on wing beat frequency of *Helicoverpa armigera* moths

3 讨论

以往研究证实夜间迁飞的大型昆虫,如各种蛾类要比小型昆虫具有更强的主动选择适温的能力,它们多在黄昏时分起飞,起飞后主动爬升,直至上升到最有利于其远距离迁飞的高度。当到达巡航高度时,虫群停止上升而集中在这一高度随气流进行长时间的远距离飞行,这些现象表现出明显的主动选择特性。如果多数昆虫选择相同的飞行高度,那么在这一高度上的高密度虫量便会形成明显的虫层。虫群选择怎样的巡航高度可能受气流、温度和湿度等大气要素垂直变化的影响,也可能受到在垂直爬升过程中自身能量消耗等内因的影响。问题的关键是要明确何种因素在远距离迁飞昆虫飞行高度选择上发挥重要作用。

温度是影响昆虫各项生命活动的关键因子,因此在探讨虫群高空成层机制时首先要明确温度对昆虫飞行运动的影响以及昆虫对温度的主动选择特性。以往试验已证实不同温度对鳞翅目成虫的持续飞行时间有显著影响:棉铃虫成虫在 12 ~ 36℃ 均能正常飞行,但 20 ~ 24℃ 为最优飞行温度,持续飞行的时间最长(吴孔明和郭予元,1996)。本研究利用频闪仪对不同温度条件下棉铃虫成虫振翅频率进行测量,结果证明温度对振翅频率影响明显:19 ~ 23℃ 是棉铃虫的最优振翅温度区间(图 5: A),适宜的温度是保证昆虫以较高振翅频率长时间持续飞行的关键。

本研究连续温度场选择试验结果表明:只要空间温度存在明显梯度时,飞行的棉铃虫个体均会对某一温度进行显著选择,即明显的温差是飞行棉铃虫进行温度选择的前提;棉铃虫试虫对最优飞行温度存在显著的群体选择,该温度范围在 20 ~ 22℃ 之间,这种对最优飞行温度的群体选择特性应该是迁飞性昆虫空中虫群具有聚集成层行为的重要原因;试验棉铃虫群体在温度较低的变温梯度环境下对最优飞行温度的群体选择要比在温度较高的变温梯度条件下更显著。据此推断:在温度较低的迁飞日,迁飞棉铃虫群体应该对高温具有明显的主动选择行为,因此空中逆温层顶高度成为大多数迁飞个体所选择的巡航高度,在这一高度处虫群便会聚集成层,此时的逆温层顶温度应该与棉铃虫最优飞行温度接近;在温度较高的迁飞日,即空间温度普遍高于棉铃虫最优飞行温度时,温度对迁飞个体制约

作用降低,应该不是虫群进行高度选择的关键因子。本研究室内试验所得结论与 Wood 等(2006)利用垂直雷达对英国南部迁飞性鳞翅目成虫的观测分析结果相吻合。本试验所用虫源是室内饲养多代的种群,与田间种群相比在选择温度范围上可能存在一定差异,但群体所表现的选择特性应该是相同的。另外,不同的迁飞昆虫种类在温度的选择特性上存在差异,当空中同时存在多种不同迁飞种群时,由于这种差异的存在而在不同高度上形成多个虫层是很可能的。

空中逆温层顶高度通常与最大风速出现高度十分接近,因此很难判断是何种因素在这一高度导致迁飞虫群成层。许多雷达观测证实,高空虫群成层与温度无关而与最大风速和最大风切变关系密切。当温度不是虫群飞行高度选择制约因素时,气流的垂直变化很可能是导致成层的关键因子(Reynolds *et al.*, 2009),但虫群对高速气流是主动选择还是由于某种动力学机制导致其被动适应还需要相关研究证实。

对棉铃虫振翅频率与飞行持续时间关系的研究结果表明(图 5: B):迁飞性昆虫在起飞上升的过程可能需要很高的振翅频率来提升高度,但高频振翅会造成体内能量的迅速消耗,振翅频率下降迅速;当到达巡航高度时保持一定的振翅频率便可随风飞行;当体内能量消耗到一定程度时,振翅频率再次迅速降低,无法保证其飞行高度便会降落。振翅频率伴随飞行时间的变化规律表明,迁飞性昆虫选择怎样的飞行高度与自身的能量消耗一定存在相关关系。

迁飞性昆虫聚集成层应该是多种因素综合作用的结果,本研究主要阐述了棉铃虫成虫对温度的主动选择特性,并探讨了温度在空中虫群成层行为中可能的作用机制,但对于气流等其他因素在成层过程中的作用尚待深入研究。

参 考 文 献 (References)

- Batschelet E, 1981. Circular Statistics in Biology. Academic Press, London, New York. 114.
- Beerwinkle KR, Lopez JD, Witz JA, Schleider PG, Eyster RS, Lingren PD, 1994. Seasonal radar and meteorological observations associated with nocturnal insect flight at altitudes to 900 meters. *Environmental Entomology*, 23(3): 676 – 683.
- Dingle H, 1996. Migration: The Biology of Life on the Move. Oxford University Press, Oxford. 375 – 413.
- Drake VA, 1984. The vertical distribution of macro-insects migrating in

- the nocturnal boundary layer: a radar study. *Boundary-Layer Meteorology*, 28: 353–374.
- Drake VA, Farrow RA, 1988. The influence of atmospheric structure and motions on insect migration. *Annual Review of Entomology*, 33: 183–210.
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2003. Radar observations of the autumn migration of the beet armyworm *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) and other moths in northern China. *Bulletin of Entomology Research*, 93: 115–124.
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2004a. Spring migration and summer dispersal of *Loxostege sticticalis* (Lepidoptera: Pyralidae) and other insects observed with radar in northern China. *Environmental Entomology*, 33: 1 253–1 265.
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2005. Northward migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and other moths in early summer observed with radar in northern China. *Ecology and Behavior*, 97(6): 1 874–1 883.
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Ni YX, Guo YY, 2004b. High-altitude windborne transport of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in mid-summer in northern China. *Journal of Insect Behavior*, 18(3): 335–349.
- Feng HQ, Zhang YH, Wu KM, Cheng DF, Guo YY, 2007. Nocturnal windborne migration of ground beetles, particularly *Pseudoophonus griseus* (Coleoptera: Carabidae), in China. *Agricultural and Forest Entomology*, 9: 103–113.
- Ma CS, Ma G, Du Y, Yang HP, 2005. Current status and future perspectives for behavioural response of insects to temperature gradient. *Acta Ecologica Sinica*, 25(12): 3 390–3 397. [马春森, 马罡, 杜尧, 杨和平, 2005. 连续温度梯度下昆虫趋温性的研究现状与展望. 生态学报, 25(12): 3 390–3 397]
- Reynolds AM, Reynolds DR, Riley JR, 2009. Does a ‘turbophoretic’ effect account for layer concentrations of insects migrating in the stable night-time atmosphere. *Journal of the Royal Society Interface*, 6: 87–95.
- Reynolds DR, Chapman JW, Edwards AS, Smith AD, Wood CR, Barlow JF, Woiwod IP, 2005. Radar studies of the vertical distribution of insects migrating over southern Britain: the influence of temperature inversions on nocturnal layer concentrations. *Bulletin of Entomology Research*, 95: 259–274.
- Reynolds DR, Riley JR, 1997. The Flight Behaviour and Migration of Insect Pests: Radar Studies in Developing Countries, NRI Bulletin no. 71. Natural Resources Institute, Chatham, UK. 36–70.
- Riley JR, Cheng XN, Zhang XX, Reynolds DR, Xu GM, Smith AD, Cheng JY, Bao AD, Zhai BP, 1991. The long-distance migration of *Nilaparvata lugens* (Stål) (Delphacidae) in China: Radar observations of mass return flight in the autumn. *Ecological Entomology*, 16: 471–489.
- Schaefer GW, 1976. Radar observations of insect flight. In: Rainey RC ed. *Insect Flight*. Blackwell Scientific, Oxford. 157–197.
- Walker TJ, 1980. Migrating Lepidoptera: Are butterflies better than moths? *Florida Entomologist*, 63: 79–98.
- Wolf WW, Westbrook JK, Sparks AN, 1986. Relationships between radar entomological measurements and atmospheric structure in South Texas during March and April 1982. In: Sparks AN ed. *Long-Range Migration of Moths of Agronomic Importance to the United States and Canada: Specific Examples of the Occurrence and Synoptic Weather Patterns Conducive to Migration*. U. S. Department of Agriculture, Agricultural Research Service ARS-43. 84–97.
- Wood CR, Chapman JW, Reynolds DR, Barlow JF, Smith AD, Woiwod IP, 2006. The influence of the atmospheric boundary layer on nocturnal layers of noctuids and other moths migrating over southern Britain. *International Journal of Biometeorology*, 50: 193–204.
- Wu JC, 1985. Effect of changing photoperiod, temperature and food quality on the migration of rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée. *Acta Entomologica Sinica*, 28(4): 398–405. [吴进才, 1985. 光照、温度和食物的变化对稻纵卷叶螟迁飞的效应. 昆虫学报, 28(4): 398–405]
- Wu KM, Guo YY, 1996. Flight activity in *Helicoverpa armigera*. *Acta Ecologica Sinica*, 16(6): 612–617. [吴孔明, 郭予元, 1996. 棉铃虫的飞翔活动. 生态学报, 16(6): 612–617]
- Wu KM, Guo YY, 2007. Geotype differentiation and regional migratory regularity of *Helicoverpa armigera* in China. *Plant Protection*, 33(7): 6–11. [吴孔明, 郭予元, 2007. 棉铃虫种群的地理型分化和区域性迁飞规律. 植物保护, 33(7): 6–11]
- Zhai BP, Zhang XX, 1993. Behaviour of migrating insects: Adaptation and selection to atmospheric environment. *Acta Ecologica Sinica*, 13(4): 356–363. [翟保平, 张孝羲, 1993. 迁飞过程中昆虫的行为: 对风温场的适应与选择. 生态学报, 13(4): 356–363]
- Zhang XX, Gen JG, Zhou WJ, 1981. A study on ecological mechanism of the migration of rice leaf roller *Cnaphalocrocis medinalis* Guenée. *Journal of Nanjing Agricultural University*, (4): 1–12. [张孝羲, 耿济国, 周威君, 1981. 稻纵卷叶螟迁飞的生态机制研究. 南京农业大学学报, (4): 1–12]

(责任编辑: 袁德成)